

CT 800020

# Examen du groupe de liaison III du cotonnier *Gossypium hirsutum* : Description d'un nouveau phénotype cluster et localisation des gènes

B. HAU\*, E. KOTO\* et J. SCHWENDIMAN\*\*

## RÉSUMÉ

Avec l'obtention des lignées homozygotes, il a été possible d'étudier simultanément la ségrégation de tous les gènes connus portés par le bras court du chromosome D<sub>5a</sub> du cotonnier (groupe de liaison III). Cette étude a fait apparaître un nouveau gène cluster (symbole cl<sub>3</sub>) qui est décrit et localisé à proximité du centromère. La carte factorielle s'établit selon la séquence

C-1 — Cl<sub>2</sub> — 24,2 — Cl<sub>1</sub> — 16,6 — R<sub>1</sub> — 15,1 — YG<sub>1</sub> — 2,6 — Ms<sub>3</sub> — 33,9 — Dw.

Une distance de 25 à 30 unités de recombinaison paraît séparer deux crossing-over successifs, ce qui, en dehors de leur rareté, pourrait expliquer l'absence de quadruple recombinés sur ce bras de chromosome.

*Mots clé* : carte factorielle, cluster, *Gossypium hirsutum*.

La carte chromosomique du cotonnier, notamment celle de *Gossypium hirsutum*, est encore peu connue : 120 gènes environ sont actuellement décrits, dont une cinquantaine a été localisée sur 16 groupes de linkage parmi les 26 possibles. Le groupe III, qui correspond au bras court du chromosome D<sub>5a</sub> (EXBRIZZI et KOHEL, 1966), est l'un des plus complets : il porte 6 gènes dont l'expression phénotypique est

très claire (Cl<sub>1</sub>, R<sub>1</sub>, YG<sub>1</sub>, Ms<sub>3</sub>, Dw et Cl<sub>2</sub>, ce dernier découvert lors de notre expérience). L'étude simultanée de la recombinaison entre les divers loci n'avait pas encore été entreprise, car il est difficile d'obtenir les lignées parentales homozygotes. Ce problème étant désormais résolu, nous les avons utilisées pour préciser la carte factorielle de ce groupe de liaison.

## MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les croisements ont été effectués entre deux lignées parentales homozygotes possédant les génotypes suivants :

Cl<sub>3</sub> Cl<sub>3</sub> Cl<sub>1</sub> Cl<sub>1</sub> R<sub>1</sub> R<sub>1</sub> YG<sub>1</sub> YG<sub>1</sub> MS<sub>3</sub> MS<sub>3</sub> Dw Dw

et yg<sub>2</sub> yg<sub>2</sub> (situé sur le chromosome A<sub>7</sub>)

cl<sub>3</sub> cl<sub>3</sub> cl<sub>1</sub> cl<sub>1</sub> r<sub>1</sub> r<sub>1</sub> yg<sub>1</sub> yg<sub>1</sub> ms<sub>3</sub> ms<sub>3</sub> dw dw et yg<sub>2</sub> yg<sub>2</sub>.

L'homozygote récessif, bien que peu vigoureux, a toujours servi de parent femelle puisqu'il est mâle stérile partiel. L'hétérozygote en couplage obtenu par croisement a, d'une part, été autofécondé pour obtenir la génération F<sub>2</sub> (1224 plants), d'autre part, utilisé comme parent mâle sur la lignée récessive pour les tests-crosses : 639 plants en 1978 et 518 en 1979, soit au total 1157 plants.

Nos expériences ont mis en évidence un nouveau gène cluster, pour lequel nous proposons le symbole

cl<sub>3</sub> : il induit à l'état récessif homozygote un phénotype différent de ceux connus pour cl<sub>1</sub> et cl<sub>2</sub>. Nous l'avons localisé sur le chromosome D<sub>5a</sub> qui porte désormais 6 loci. Nous préciserons les effets phénotypiques de chacun de ces loci, ainsi que leurs interactions.

Gène cl<sub>3</sub> : *entre-nœuds irréguliers* (photo n° 1)

À l'état homozygote récessif, l'angle des branches avec la tige principale est plus aigu que sur le phénotype normal. La longueur des entre-nœuds est irrégulière, le plus âgé n'étant pas obligatoirement le plus court. Des fasciations peuvent apparaître, provoquant un aplatissement des branches. Il n'entraîne pas d'avortement des boutons floraux, ni de fructification multiple (contrairement à cl<sub>1</sub>).

L'état hétérozygote reste reconnaissable, la modification phénotypique est nettement moins accusée, ce qui implique que l'allèle Cl<sub>3</sub> n'est que partiellement dominant.

\* Laboratoire de Cytogénétique, I.R.C.T., B.P. 604, Bouaké (Côte d'Ivoire).

\*\* Laboratoire de Cytogénétique, G.E.R.D.A.T., B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex, France.

Gène  $cl_1$ : fructification multiple (THADANI, 1923) (photo n° 2)

Lorsqu'il est homozygote récessif, on observe à un même nœud l'existence de boutons floraux doubles, qui peuvent évoluer jusqu'à la fructification de deux capsules possédant un pédoncule commun. On trouve également des capsules déformées, à multiples loges carpellaires donnant sur la surface de la capsule des sutures parallèles: elles n'évoluent pas jusqu'à maturité. On voit aussi des fasciations spectaculaires: aplatissement et épaississement d'une tige, soudure de plusieurs tiges. Ce gène induit un taux élevé d'avortement des boutons floraux qui se dessèchent sur le plant.

A l'état hétérozygote, seules quelques fasciations sont visibles.

Gène  $R_1$ : pigmentation anthocyanique (HARLAND, 1935)

A l'état homozygote dominant, l'ensemble du plant est rouge. Ce caractère se reconnaît facilement au stade hétérozygote.

Gène  $yg_1$ : déficience chlorophyllienne (RHYNE, 1955)

Il fait partie d'un ensemble de deux gènes dupli-

qués complémentaires  $yg_1$  et  $yg_2$ , ce dernier porté par le chromosome  $A_7$ . Lorsqu'ils sont tous deux récessifs homozygotes, on observe une déficience en chlorophylle: les cotylédons sont jaune clair, les feuilles vert-jaune, mais l'expression du caractère s'atténue avec l'âge.

Gène  $ms_1$ : stérilité mâle partielle (JUSTUS, MEYER et ROUX, 1963)

L'état récessif homozygote induit une stérilité mâle partielle, par suite d'une indéhiscence plus ou moins totale des anthères. Ce caractère est surtout visible durant la matinée du jour de l'anthèse, lorsque la période de floraison est maximale. Son expression décline avec l'âge du plant, les conditions d'ensoleillement et de température pouvant aussi avoir une influence (LEFORT, 1976).

Gène  $Dw$ : fibre dirty-white (RHYNE, 1957)

Il s'agit d'une introgression obtenue à partir de l'espèce sauvage *G. raimondii*. A l'état homozygote dominant, la fibre est colorée en brun-acajou. Cette coloration est moins accentuée lorsqu'un seul allèle est présent.

## INTERACTIONS

$cl_1 cl_1 cl_1 cl_1$  (photo n° 3): ce génotype provoque une déformation spectaculaire du port de la plante, avec des branches fructifères très courtes d'une dizaine de centimètres.

Les fasciations sont importantes, les fructifications multiples nombreuses, le taux d'avortement des boutons floraux très élevé.

$R_1 R_1 yg_1 yg_1 yg_2 yg_2$ : le cumul des gènes donne une coloration rouge orangé de la plante.

$yg_1 yg_1 yg_2 yg_2 ms_1 ms_1$ : avec ce génotype, la stérilité mâle est très prononcée et devient pratiquement totale.

## LA CARTE FACTORIELLE DU GROUPE III DE LINKAGE

La localisation des loci portés par le bras court du chromosome  $D_1$ , a déjà fait l'objet de plusieurs études, dont les résultats sont présentés sur la figure 1.

La distance  $Cl_1-R_1$  avoisine toujours 15 à 17 unités de recombinaison. Par contre, des fluctuations importantes concernent l'emplacement des gènes  $YG_1$  et  $Ms_1$  par rapport à  $R_1$  et  $Dw$ .

Sur les tableaux 1 et 2 sont portés l'ensemble des résultats auxquels nous sommes parvenus par l'analyse des ségrégations.

Particulièrement dans les deux tests-crosses, les tests de conformité des disjonctions alléliques sont souvent significatifs. C'est particulièrement net pour les gènes  $yg_1$  et  $ms_1$ , et ce résultat provient d'un déficit, souvent conséquent, en phénotypes récessifs. LEFORT (1976) s'est heurté à ce même problème, qui est celui d'une viabilité moindre des graines homozygotes pour  $yg_1$  (et  $yg_2$ ): ce génotype a un effet délétère, qui s'accroît lorsque d'autres loci de la séquence sont eux-mêmes à l'état récessif (particulièrement  $ms_1$ ).

Le biais qui est alors introduit par cette disparition sélective de certains génotypes aboutit à une sous-estimation des taux de recombinaison et ceci peut expliquer les variations dans les résultats obtenus par les divers auteurs. En génération  $F_2$ , les proportions alléliques sont plus proches de la conformité (probabilité moindre d'apparition de phénotypes récessifs), mais l'imprécision dans l'estimation des distances génétiques y est plus élevée qu'en test-cross.

Avec les réserves découlant de ces remarques, nous donnons sur la figure 2 la carte factorielle qui a été établie à partir des ségrégations observées (on n'a tenu compte pour ces calculs que des plantes cotées pour tous les gènes).

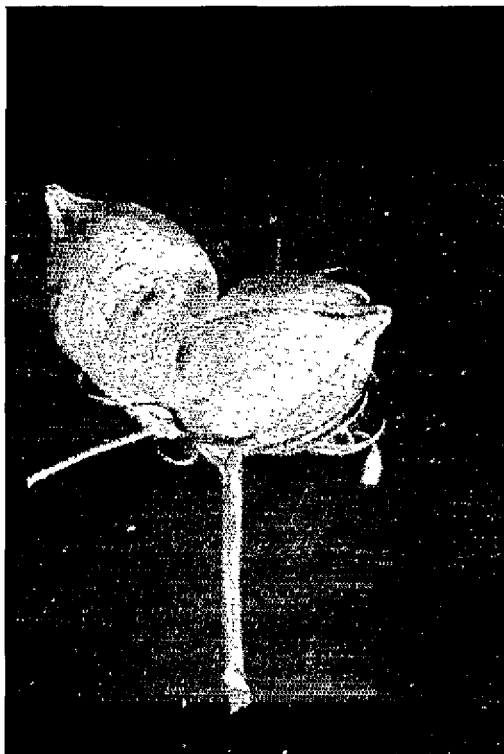
Lors de l'examen de la descendance du test-cross cultivé en 1978, nous avons rencontré des difficultés de cotation pour le gène  $cl_1$  qui seul a été retenu, jusqu'à ce que nous soyons en mesure, au cours de l'analyse faite en 1979, de définir un phénotype précis pour le nouveau gène  $cl_2$ . Néanmoins, compte tenu des interactions présentes entre les phénotypes



↑ Photo 1.



Photo 3. ↑



← Photo 2. →

Photo 1. — Génotype  $cl_1cl_6$  : aspect phénotypique d'une branche fructifère, avec entre-nœuds irréguliers et fasciation.

Photo 2. — Génotype  $cl_1cl_1$ , à fructifications multiples.

Photo 3. — Génotype  $cl_1cl_1cl_6cl_6$ , avec avortement des boutons floraux et fasciations très accusées.

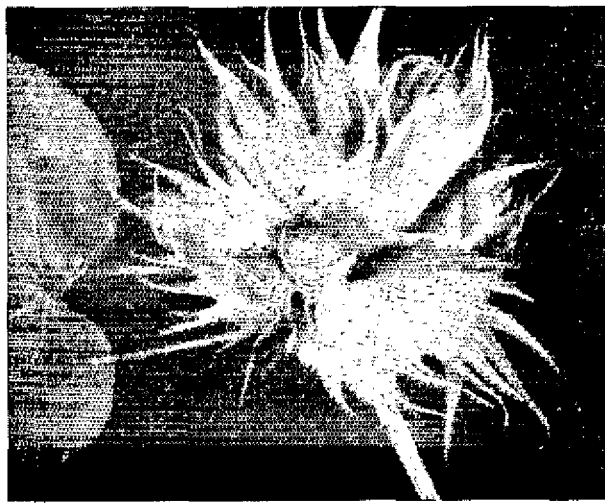
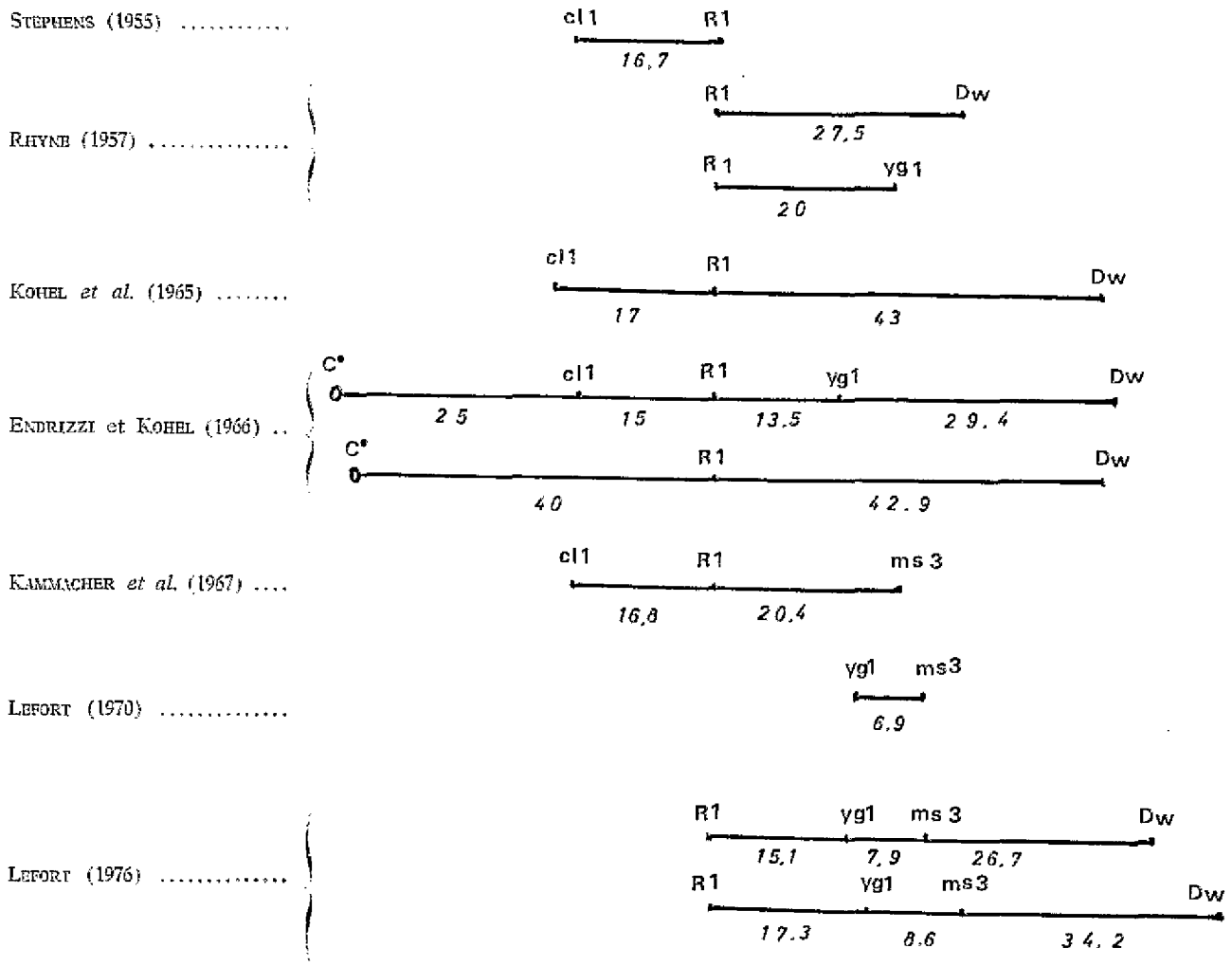


Fig. 1. — Données bibliographiques sur la carte factorielles du groupe de liaison III.



cluster, il n'a pas été possible d'établir une cotation précise des plantes en ségrégation  $F_2$  pour ce caractère.

L'étude réalisée en test-cross en 1979 a permis de

localiser *cl1* à 24 unités de recombinaison de *cl1*; ceci implique que si ce nouveau gène est lui aussi sur le bras court du chromosome  $D_{16}$ , il doit être extrêmement proche du centromère.

## DISCUSSION

Les premières observations cytologiques sur la recombinaison dans le genre *Gossypium* faisaient état de la rareté des crossing-over. SKOVSTED (1933) observe, dans les cotons asiatiques diploïdes, un maximum de trois chiasmata par bivalent entre les stades diplotène et métaphase I. MENZEL et BROWN (1945) décrivent le bivalent typique de la métaphase I chez *G. hirsutum* avec un chiasma seulement par bras chromosomique.

STEPHENS (1955) réalise la première étude sur une

séquence supposée de quatre gènes  $N - 1c_1 - yg_1 - R_2$  du chromosome  $A_7$  (il a été ultérieurement démontré par ENDRIZZI et TAYLOR, 1968, POISSON, 1968, l'indépendance de  $N$  de ce groupe de liaison). Cette analyse l'amène à confirmer les observations cytologiques et à conclure à l'existence d'un seul crossing-over par bras chromosomique. Mais le matériel utilisé était d'origine interspécifique et l'on sait maintenant (RHYNE, 1958; POISSON, 1970) que la recombinaison est très faible entre segments hétérologues.

Tableau I : Résultats des ségrégations en test cross

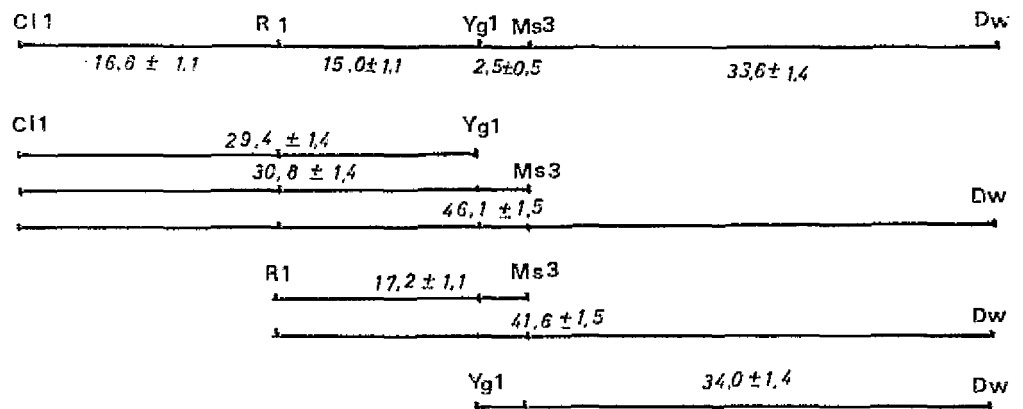
Essai	Locus	Nombre de plants observés pour chaque genotype ( + allèle dominant — allèle récessif ? non cote )																								Locus	Test de disjonction		1/1	
Ségrégation observée en 1978	Cl <sub>1</sub>	+												-												Cl <sub>1</sub>	+ 343 — 286	$\chi^2$	3,46	P 0,05 — 0,10
	R <sub>1</sub>	+												-												R <sub>1</sub>	351 — 283	6,21	0,01 — 0,02	
	Yg <sub>1</sub>	+												-												Yg <sub>1</sub>	361 — 278	10,78	très faible	
	Ms <sub>1</sub>	+												-												Ms <sub>1</sub>	350 — 263	7,10	très faible	
	Dw	+	-	+	-	?	-	+	-	?	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	?	-	+	-	?	Dw	314 — 318	0,03	0,75 — 0,90
Ségrégation observée en 1979	Cl <sub>1</sub>	+												-												Cl <sub>1</sub>	+ 239 — 279	$\chi^2$	3,08	P 0,05 — 0,10
	Cl <sub>1</sub>	+												-												Cl <sub>1</sub>	258 — 262	0,07	0,45 — 0,90	
	R <sub>1</sub>	+												-												R <sub>1</sub>	264 — 254	0,19	0,60 — 0,75	
	Yg <sub>1</sub>	+												-												Yg <sub>1</sub>	285 — 233	5,22	0,01 — 0,02	
	Ms <sub>1</sub>	+												-												Ms <sub>1</sub>	287 — 229	6,51	0,01 — 0,02	
Total des deux ségrégations	Dw	+	-	+	-	?	-	+	-	?	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	?	-	+	-	?	Dw	272 — 245	1,41	0,10 — 0,25
	Cl <sub>1</sub>	+												-												Cl <sub>1</sub>	+ 599 — 558	$\chi^2$	1,45	0,10 — 0,25
	R <sub>1</sub>	+												-												R <sub>1</sub>	615 — 542	4,60	0,02 — 0,05	
	Yg <sub>1</sub>	+												-												Yg <sub>1</sub>	646 — 511	11,75	très faible	
	Ms <sub>1</sub>	+												-												Ms <sub>1</sub>	637 — 512	13,59	très faible	
Total des deux ségrégations	Dw	+	-	+	-	?	-	+	-	?	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	?	-	+	-	?	Dw	566 — 563	0,40	0,50 — 0,75

Calcul du taux de recombinaison  $P = \frac{r}{n}$  (r : nombre de recombinés, n : effectif de la population)

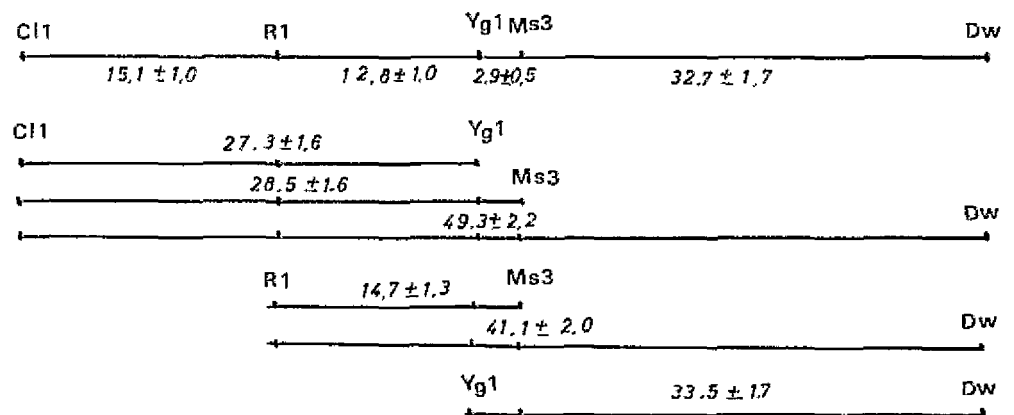
Précision (calcul de l'ecart-type)  $s = \sqrt{\frac{1}{np}}$  avec  $tp = \frac{2n(2P+1)}{(1-P)(2+P)}$  et  $P = (1-p)^2$

Fig. 2. — Cartes factorielles établies à partir des ségrégations observées.

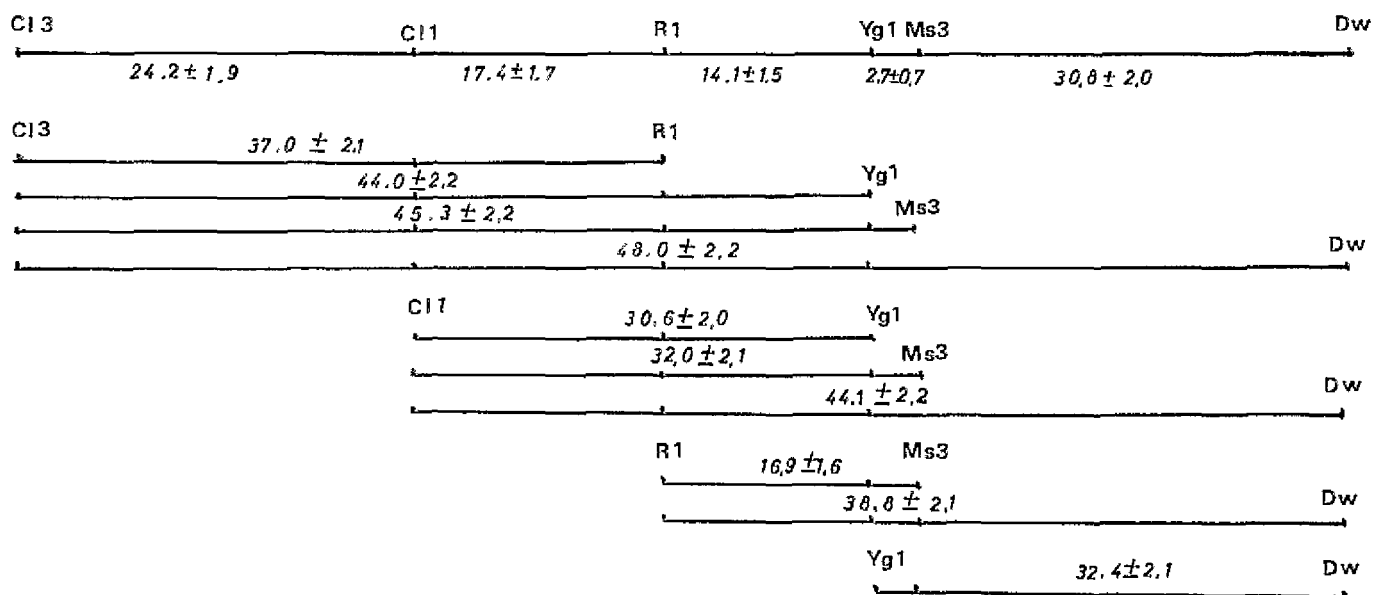
Ségrégation  
des test cross



Ségrégation en F2  
de l'hétérozygote  
autofécondé



Localisation de cl3 à partir de la ségrégation du test cross de 1979





De fait, une étude de RHYNE sur le même groupe de linkage lui permet de déceler des double-recombinés, tandis que KAMMACHER (1968) trouve entre les régions voisines que le taux de coïncidence est proche de 1.

RHYNE (1958) tente une expérience similaire avec le groupe III de liaison portant en l'occurrence  $cl_1 R_1 y_1$  : des effectifs de ségrégation trop faibles, puis des difficultés de cotation de  $cl_1$  dues au parasitisme, ne lui permettent pas de voir des double-recombinés. Mais KAMMACHER *et al.* (1967), étudiant sur ce même chromosome la séquence  $cl_1 R_1 ms_3$ , montrent l'existence de double-recombinés, tandis qu'ultérieurement LEFORT (1976), à partir de la ségrégation de quatre gènes, observe même quelques triple-recombinés.

L'étude que nous avons conduite, sur une séquence de cinq, puis six gènes, aurait pu permettre d'observer, ce qui n'a pas été le cas, des quadruple-recombinés. Mais la probabilité d'apparition de telles plantes est faible : elle était de  $2 \times 10^{-4}$  dans le test-cross effectué en 1978 sur la région  $cl_1$ -Dw, ce qui implique une ségrégation portant sur 5 000 plantes. Sur le test-cross de 1979, intéressant la région  $cl_1$ -Dw, elle était de  $2 \times 10^{-4}$  et on pouvait espérer en rencontrer, sous réserve qu'il n'existe pas d'interférence positive entre les crossing-over.

Nous donnons sur le tableau 3 les taux de coïncidence, calculés à partir des fréquences de crossing-over multiples, pour les seules descendance des test-crosses.

Globalement, il semble que l'intensité de la recombinaison ait été légèrement plus élevée durant l'année 1978 par rapport à 1979, au moins sur des portions relativement courtes (30 à 40 unités) du chromosome. On observe donc, en 1978, un nombre plus grand de crossing-over multiples, d'où une estimation plus forte des distances entre gènes (taux de coïncidence inférieur en 1979). Il s'ensuit que les deux gènes  $cl_1$ -Dw paraissent à 70,4 unités de recombinaison en 1978, contre seulement 65,4 unités en 1979. Néanmoins, sur une différence aussi faible, il serait hasardeux de conclure avec certitude sur d'éventuelles variations annuelles de l'intensité du crossing-over ou de l'interférence entre deux crossing-over successifs.

On peut aussi remarquer que le taux de coïncidence, pour des gènes éloignés de 30 à 40 unités, est encore assez nettement inférieur à 1, valeur qui est approchée à partir d'une distance avoisinant 70 unités. Il existe donc une interférence positive chez le cotonnier, la présence d'un crossing-over inhibant en partie la formation d'un second sur une distance de l'ordre de 25 à 30 unités. Ceci pourrait expliquer l'absence de quadruple-recombinés dans nos ségrégations, en dehors du fait que leur probabilité d'apparition était très faible.

Tableau II : Résultats de la ségrégation F2 de l'hétérozygote en couplage autofécondé

Locus	Nombre de plants observés pour chaque génotype										+ allèle dominant - allèle récessif ? non vote		Locus	Totaux de descendances	3/1
$cl_1$	+ 950										274		$cl_1$	+ 950 - 274 = 4,46	0,02 - 0,05
$R_1$	+ 858										72		$R_1$	930 294	0,63 0,50 - 0,70
$y_1$	+ 810										64		$y_1$	956 268	0,01 - 0,02
$ms_3$	+ 772										3		$ms_3$	921 270	0,05 - 0,10
Dw	+ 613										2		Dw	913 310	0,75 - 0,80

Calcul du taux de recombinaison  $p$  par la méthode du maximum de vraisemblance

$$p = \frac{a + d}{n} = \frac{a + d}{a + b + c + d} = \frac{a + d}{n}$$

a et d : classes parentales  
b et c : types recombinés

Précision (calcul de l'écart-type)

n : population totale

$$p \pm 1.96 \sqrt{p}$$

$$p \pm 1.96 \sqrt{p}$$

Tableau 3. — Calcul du taux de coïncidence entre régions contiguës

Notation :					
Cl <sub>5</sub>	Cl <sub>4</sub>	R <sub>3</sub>	Yg <sub>2</sub>	Ms <sub>1</sub>	Dw
5	4	3	2	1	
Taux de coïncidence					
Régions contiguës analysées		Longueur de la portion de chromosome analysée			
A	B		Test cross 1978	Test cross 1979	Cumulé 1978-79
	2/3	17,6	0,84	0,00	0,47
	3/4	31,8	0,62	0,32	0,49
	2/3 + 4	34,4	0,92	0,47	0,71
2 + 3/4		34,4	0,67	0,40	0,54
	1/2	36,1	1,35	0,70	1,35
	4/5	41,0		0,55	
	1 + 2/3	51,1	0,66	0,85	0,74
	1/2 + 3	51,1	0,81	0,86	0,83
	3 + 4/5	56,0		0,68	
	3/4 + 5	56,0		0,67	
2 + 3 + 4/5		58,6		0,70	
	2 + 3/4 + 5	58,6		0,68	
	2/3 + 4 + 5	58,6		0,63	
	1 + 2 + 3/4	68,0	0,98	0,97	0,96
	1 + 2/3 + 4	68,0	0,91	0,96	0,94
	1/2 + 3 + 4	68,0	0,95	0,98	0,93
1 + 2 + 3 + 4/5		92,2		0,96	
	1 + 2 + 3/4 + 5	92,2		1,00	
	1 + 2/3 + 4 + 5	92,2		1,01	
	1/2 + 3 + 4 + 5	92,2		1,01	

Formule utilisée : soit deux régions A et B contiguës, N effectif de la population observée.

$$\text{Coïncidence} = \frac{\text{Nombre de CO multiples sur A et B}}{N \times (\text{fréquence CO sur A} \times \text{fréquence CO sur B})}$$

## CONCLUSIONS

L'ancienne hypothèse d'un chiasma unique par bras chromosomique chez le cotonnier, basée essentiellement sur l'observation cytologique en métaphase I, ne correspond pas à la réalité : la terminalisation des divers chiasmata est déjà trop avancée et il conviendrait d'effectuer des examens en prophase, stade qui se prête mal à ce type d'analyse chez cette plante. De plus, la connaissance de la carte chromosomique ne permettait guère alors d'effectuer des tests de recombinaison sur plusieurs gènes. Notre expérience montre qu'il est possible d'obtenir jusqu'à trois crossing-over sur le bras court du chromosome D<sub>10</sub>, et on ne peut parler d'un frein à la recombinaison

chez le cotonnier, en dehors de l'existence d'une interférence positive qui, sans être absolue, semble séparer deux crossing-over successifs d'environ 25 à 30 unités. D'autre part, rien n'indique, dans l'étude que nous avons faite, une éventuelle structuration de ce chromosome en linket, comme LEFORT (1976) l'avait supposé. La recombinaison pourrait subir des fluctuations annuelles et/ou régionales ; elles ne paraissent pas très importantes, mais des études beaucoup plus précises sur un grand nombre d'individus sont nécessaires avant d'acquiescer une certitude sur ce point.

## BIBLIOGRAPHIE

1. CATELAND B. et J. SCHWENDIMAN, 1976. — Etat actuel des connaissances sur les caractères qualitatifs du cotonnier *Gossypium hirsutum* L. *Cot. Fib. trop.*, XXXI, 4, 391-407.
2. ENDRIZZI J.E. et M.S. BROWN, 1964. — Identification of monosomes for six chromosomes in *Gossypium hirsutum*. *Amer. J. Bot.*, 51, 117-119.



3. ENDRIZZI J.E. et R.J. KOHEL, 1968. — Use of telosomes in mapping three chromosomes in cotton. *Genetics*, 54, 2, 535-550.
4. ENDRIZZI J.E. et T. TAYLOR, 1968. — Cytogenetic studies of  $NL_1 y_2 R_3$  marker genes and chromosomes deficiencies in cotton. *Genet. Res. Camb.*, 12, 295-304.
5. JUSTUS N., J.R. MEYER et J.B. ROUX, 1963. — A partially male sterile character in Upland cotton. *Crop Sci.*, 3, 428-429.
6. HARLAND S.C., 1935. — The genetics of cotton XII. Homologous genes for pigmentation in New World and Old World cottons. *J. Genet.*, 31, 27-37.
7. KAMMACHER P., 1965. — Etude des relations génétiques et caryologiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse Doctorat d'Etat, Orsay, n° A 73, 133 p.
8. KAMMACHER P., 1968. — Nouvel examen du groupe de liaison I de *G. hirsutum*. *Cot. Fib. trop.*, XXIII, 2, 179-181.
9. KAMMACHER P., C. POISSON et J. SCHWENDIMAN, 1966. — Note préliminaire sur la localisation chromosomique d'un gène de stérilité chez le cotonnier. *Cot. Fib. trop.*, XXI, 2, 233-234.
10. KAMMACHER P., C. POISSON et J. SCHWENDIMAN, 1967. — Etude de la localisation chromosomique du gène *ms*, de stérilité pollinique chez le cotonnier. *Cot. Fib. trop.*, XXII, 3, 417-420.
11. KOHEL R.J., 1973. — Linkage tests in Upland cotton *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 12, 1, 66-69.
12. KOHEL R.J., C.F. LEWIS et T.R. RICHMOND, 1965. — Linkage tests in Upland cotton *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 5, 6, 582-585.
13. LEFORT P.L., 1970. — Etude complémentaire de la localisation du gène de stérilité pollinique partielle *ms*,. Sa liaison avec *yg*, *Cot. Fib. trop.*, XXV, 3, 311-314.
14. LEFORT P.L., 1976. — Contribution à l'analyse des systèmes génétiques chez le cotonnier. *Ann. Amélior. Plantes*, 26, 1, 15-34.
15. MATHER K., 1965. — Analyse statistique en Biologie. Acta/Gauthier-Villars, Paris.
16. MENZEL M.Y. et M.S. BROWN, 1954. — The tolerance of *Gossypium hirsutum* for deficiencies and duplications. *Am. Naturalist*, 88, 407-418.
17. PATHAK R.S. et R.B. SINGH, 1975. — Genetic analysis of the duplicate loci, cluster and short branch in *Gossypium hirsutum* L. *T.A.G.*, 46, 6, 281-288.
18. POISSON C., 1968. — Note préliminaire concernant un monosomique de *Gossypium hirsutum* L. correspondant au groupe de liaison I. *Cot. Fib. trop.*, XXIII, 2, 183-185.
19. POISSON C., 1970. — Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium*: transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde *Gossypium hirsutum*. Thèse de doctorat d'Etat, Orsay, n° A 698, 76 p.
20. RHYNE C.L., 1955. — The inheritance of yellow green a possible mutation in cotton. *Genetics*, 40, 235-245.
21. RHYNE C.L., 1957. — Duplicated linkage groups in cotton as indicated by the *yg*, and *Dw* loci. *J. Hered.*, 48, 59-62.
22. RHYNE C.L., 1958. — Linkage studies in *Gossypium*. I. Altered recombination in allotetraploid *G. hirsutum* L., following linkage group transference from diploid species. *Genetics*, 43, 822-834.
23. SKOVSTED A., 1933. — Cytological studies in cotton. I. The mitosis and meiosis in diploid and triploid asiatic cotton. *Ann. Bot., Lond.*, 47, 227-251.
24. STEPHENS S.G., 1955. — Linkage in Upland cotton. *Genetics*, 40, 903-917.
25. STEPHENS S.G., 1961. — Recombination between supposedly homologous chromosomes of *Gossypium barbadense* L. and *G. hirsutum* L. *Genetics*, 46, p. 1483-1500.
26. THADANI K.I., 1923. — Linkage relation in the cotton plant. *Agr. J. India*, 18, 519-579.
27. WHITE T.G. et J.E. ENDRIZZI, 1965. — Tests for the association of marker loci with chromosomes in *Gossypium hirsutum* L. by the use of aneuploids. *Genetics*, 51, 4, 604-612.

## SUMMARY

Following the acquisition of homozygous lines it has been possible to study simultaneously the segregation of all the known genes borne by the short arm of chromosome  $D_{15}$  in cotton (linkage group III). This study demonstrated the existence of a new gene cluster (symbol  $cl_3$ ) which is described and located in the proximity of the centromere. The factorial

map thus established has the following sequence:  
 $C-1 - Cl_3 - 24.2 - Cl_1 - 16.6 - R_1 - 15.1 - YG_1$   
 $- 2.6 - Ms_3 - 33.9 - Dw$ .

A distance of 25 to 30 units of recombination seems to separate two successive cross-overs which, apart from the normal rarity of quadruple recombinants, could explain their absence on this chromosome arm.

## RESUMEN

Con la obtención de las castas homocigóticas, ha sido posible estudiar simultáneamente la segregación de todos los genes conocidos contenidos en el brazo corto del cromosoma  $D_{15}$  del algodón (grupo de enlace III). Este estudio ha permitido evidenciar un nuevo gene cluster (símbolo  $cl_3$ ) que es descrito y localizado cerca del centrómero. El mapa factorial se establece de acuerdo con la secuencia:

$C-1 - Cl_3 - 24.2 - Cl_1 - 16.6 - R_1 - 15.1 - YG_1$   
 $- 2.6 - Ms_3 - 33.9 - Dw$ .

Una distancia de 25 a 30 unidades de recombinación parece separar dos crossing-over sucesivos, lo cual, aparte de su rareza, podría explicar la ausencia de cuádruples recombinados en este brazo de cromosoma.